

<https://helda.helsinki.fi>

Puunlahottajat

Lundell, Taina

Gaudeamus

2018

Lundell , T & Mäkelä , M 2018 , Puunlahottajat . julkaisussa S Timonen & J Valkonen (toim) ,
Sienten biologia . 2. toim , Gaudeamus , Helsinki , Sivut 259-279 . <
<https://helda.helsinki.fi/handle/10138/313222> >

<http://hdl.handle.net/10138/313315>

cc_by

publishedVersion

Downloaded from Helda, University of Helsinki institutional repository.

This is an electronic reprint of the original article.

This reprint may differ from the original in pagination and typographic detail.

Please cite the original version.

8. HAJOTTAJASIENET

Sienet ovat kaikista eliöistä erikoistuneimpia ja tehokkaimpia seluloosan ja ligniinin hajottajia. Maapallon fossiiliset polttoaineet syntyivätkin kivihiilikauden aikana siksi, että tehokkaita ligniininhajottajia ei vielä ollut kehittynyt. Myös soiden turpeenmuodostus perustuu siihen, että tehokkaat kasviaineksen hajotussienet eivät kykene toimimaan hapettomissa oloissa. Ilman sieniä kuollutta puuainesta ja kariketta syntyisi siis jatkuvasti enemmän kuin sitä hajoaa, jolloin aineiden kierto hidastuisi huomattavasti. Kaikki sienet kykenevät yksinkertaisten molekyylien hajottamiseen, mutta puun- ja karikkeenlahotukseen pystyvät sienet voivat hajottaa tehokkaasti myös erittäin vaikeasti katkottavia kasvipolymeerejä, kuten ligniiniä.

8.1 PUUNLAHOTTAJAT

Taina Lundell & Miia Mäkelä

Uusimman teorian mukaan puuainesta lahottaviin kantasieniin on syntynyt ensin valkolahotuskyky ja vasta myöhemmin ruskolahotuskyky (LUVUT 8.1.3.1 JA 8.1.3.2) (Floudas ym. 2012). Lähinnä kemialliseen puuaineksen polysakkaridien hajotukseen kykenevät ruskolahottajasienet ovat kehittyneet, kun jotkut esivalkolahottajat ovat menettäneet peroksidaaseja koodaavia geenejään (TIETOLAATIKKO 1). Jotkut peroksidaasinsa menettäneet sienet ovat etsineet myös muita elintapoja, kuten symbioosin kasvien juuristojen kanssa. Näistä sienistä ovat kehittyneet esimerkiksi puiden pintasienijuuret ja talvikkisienijuuret.

Useampaan otteeseen tapahtunutta lahotusgeenien katoamista tukee se, että ruskolahoa aiheuttavat taksonomisesti toisistaan hyvinkin kaukaiset sienilajit; useat ruskolahottajat ovat lähisukulaisia Polyporales-lahkon valkolahottajille, kun taas monet tuhoisimmista ruskolahottajista, kuten *Boletales*-lahkoon luokitellut kellarikesikkä ja lattiasieni, ovat lähisukulaisia pintasienijuurisieniin kuuluville tateille (LUKU 8.1.3.2). On ilmeistä, että puiden lahottajat ja sienijuurisienet voivat muuttaa elintapojaan hyvinkin liukuvasti.

Valkolahottajasieni on jo hajottanut kuvan alaosassa näkyvän puuaineksen ligniiniä jättäen jäljelle lähinnä vaaleita selluloosakuituja. (KARI STEFFEN.)

TIETOLAATIKKO 1. FOSSIILISTEN POLTTOAINEIDEN SYNTY MAAPALLOLLA

Maapallolla kivihiihlikauden aikana 360–300 miljoonaa vuotta sitten maan-kuoreen hautautuivat valtavat orgaanisen hiilen varastot eli nykyiset fossiiliset hiili-, öljy- ja kaasuesiintymät. Hiili ja öljy ovat pääosin peräisin kasvien ligniinistä. Nykytutkimuksen mukaan maapallon kivihiihi- ja öljyesiintymät syntyivät, koska sienille ei ollut vielä tällöin kehittynyt tehokasta lahotuskykyä, jolla ne olisivat voineet hajottaa kivihiihlikaudella runsaina esiintyneiden korte- ja liekopuumetsien puuaineksen ligniinin. Puumainen solukko kehittyi siemenettömiin kasveihin devonikaudella noin 360–400 miljoonaa vuotta sitten. Puutumisen ja kasvisolujen seinämien paksuuntuminen mahdollistivat kivihiihlikaudella suurten kortekasvien ja sanikkaisten kasvun ja pystyssä pysymisen. Lahottajasienten kyky pilkkoa lujaa ja tiivistä puusolukkoa vaati kuitenkin kehittyäkseen kymmeniä miljoonia vuosia. Kotelo- ja kantasienet erosivat kehityslinjoina toisistaan noin 500 miljoonaa vuotta sitten, ja Agaricomycotina-alakaari eriytyi noin 430 miljoonaa vuotta sitten (Floudas ym. 2012). Ligniiniä hapettavien peroksidaasien geenien ilmestyminen varhaisiin lakkisieniin tapahtui tämän jälkeen. Sienten ligniininhajotuskyvyn kehittyminen kuitenkin ajoittuu juuri hiihpatjojen kaventumiseen maapallolla kivihiihlikauden lopussa ja permikauden alkaessa, noin 290 miljoonaa vuotta sitten.

8.1.1 PUUTA LAHOTTAVIEN SIENTEN MONIMUOTOISUUS

Tehokkaimmat lahottajasienet ovat kantasieniä, mutta eniten lahottajasienilajeja löytyy kotelosienistä. Puuta lahottavista kantasienilajeista enemmistö luokitellaan nykyisin Agaricomycotina-alakaareen, Agaricomycetes-luokkaan (LIITETAULUKKO). Lahottavia kotelosieniä on monissa kaaren luokissa, mutta tutuimmat löytyvät Leotiomycetes- ja Sordariomycetes-luokista.

Puun lahottamiseen kykeneviä sienilajeja tunnetaan tuhansia. Suomesta on tunnistettu pelkästään KÄÄPIÄ noin 230 lajia (KUVA 1) (Niemelä 2005). Puuhun vaatimattomampia itiöemiä muodostavia ORVAKOITA (KUVA 2) on löydetty Suomesta yli 400 lajia, joista useat ovat harvinaisia tai uhanalaisia sienilajeja (Kotiranta ym. 2009). Myös useita uusia, orvakkamaisia lahottajasienilajeja on hiljattain löydetty ja uudelleenluokiteltu (Miettinen 2011). Uhanalaisia ja harvinaistuneita kääpiä ja orvakoita onkin käytetty indikaattorilajeina kuvaamaan metsiemme eliöstön monimuotoisuutta ja luonnonmukaisuutta.



Kuva 1. Kantokäävän (*Fomitopsis pinicola*) itiöemä koivun rungossa. (MIIA MÄKELÄ.)



KUVA 2. Orvakan itiöemä kaatuneella kuusen rungolla. (MIIA MÄKELÄ.)

8.1.2 LAHOTTAJASIENTEN EKOLOGIAA

Valtaosa puunlahottajista on kuollutta puuainesta pilkkovia hajottajia, jotka eivät valloita terveitä puita. Vain VALKO- tai RUSKOLAHOA aiheuttavat kantasienet kykenevät tehokkaasti pilkkomaan ja hyödyntämään puuaineksen valtapolymeerejä eli selluloosaa, HEMISELLULOOSAA ja ligniiniä (Eriksson ym. 1990). Jotkin lahottajasienet, kuten männynjuurikäpä (*Heterobasidion annosum*), kantokääpä (*Fomitopsis pinicola*, Kuva 1) ja pohjanmesisieni (*Armillaria borealis*), voivat olla aggressiivisia. Nämä sienilajit saattavat myös tappaa heikentyneitä tai vahingoittuneita puita. Jotkut puunlahottajista ovat erikoistuneet tuoreiden hakkuupintojen ja kantojen asuttamiseen. Näistä esimerkkilajeina voi mainita juurikäivät (*Heterobasidion*-suku), pohjanmesisien, koivunkantosien (*Kuehneromyces mutabilis*) ja harmaaorvakan (*Phlebiopsis gigantea*) (Sun 2011).

Lahottajasienet kasvavat rihmastona kaatuneisiin puihin tai puiden juuristosta runkoihin tai leviävät itiöinä puiden kuoren ja kaarnan vioittumiin (Rayner & Boddy 1988). Erillisissä lahonneissa rungoissa tai kannoissa olevat itiöemät ja rihmastot voivat olla samaa alkuperää ja useiden tuhansien vuosien ikäisiä (TIETOLAATIKKO 2). Lahottajasienten itiöt voivat olla suvullisia tai suvuttomia, ja ne leviävät pääosin ilman välityksellä. Puunlahottajista

sinistäjät ja monet valkolahottajat siirtyvät uusiin runkoihin yleisesti kaarna-kuoriaisten kuljettamina itiöinä (Schigel 2009).

Lahoavassa puunrungossa ja etenkin kaatuneissa puissa on tyypillisesti useita sienilajeja. Kun yksi laji aloittaa hajotuksen, toinen jatkaa sitä. Tällöin myöhäisempi laji saa kasvueta esihaikutuksesta ja valtaa lopulta hajoavan puuaineksen kokonaan jatkaen lahotusta päätelahoittajana. Esimerkiksi lahoavassa kuusenrungossa voi tavata samaan aikaan sekä ruskolaho muo-
dostavaa kantokääpää (*Fomitopsis pinicola*) että kuusenkynsikkää (*Trichaptum abietinum*), joka on valkolahoittaja.

TIETOLAATIKKO 2. PUUNLAHOTTAJASIENTEN IKÄ

Puunlahottajat voivat yksilöinä olla erittäin pitkäikäisiä. Metsämaassa puiden juuristojen kautta rihmastoina ja rihmastojänteinä etenevät kantasienet, kuten mesisienet (*Armillaria*), kykenevät vuosituhansien aikana levittäytymään satojen hehtaarien laajuisille alueille. Tällöin yksittäinen rihmasto saattaa olla massaltaan yli 10 tonnia (Smith ym. 1992). KÄÄPÄMÄISTEN lahoittajasienten itiöemät voivat olla joko yksivuotisia tai monivuotisia, ja monivuotiset käävät voivat kasvaa hyvinkin kookkaiksi. Suurin toistaiseksi tunnettu yksittäinen kääpä ja kantasienen itiöemä – painoltaan 400–500 kg ja läpimitaltaan yli metrin pituinen – kuvattiin vuonna 2011 lajilta *Phellinus ellipsoideus*. Tämä jättiläiskääpä on arviolta 20-vuotias, ja se löydettiin Hainanin saarelta Etelä-Kiinasta (Dai & Cui 2011).



Jättiläiskokoisen *Phellinus ellipsoideus* -kääpäsenen puun rungon myötäinen, noin 20 vuoden ikäinen itiöemä Hainanin saarelta Kiinan kansantasavallasta. (BAO-KAI CUI.)

TAULUKKO 1. Lahotyypit.

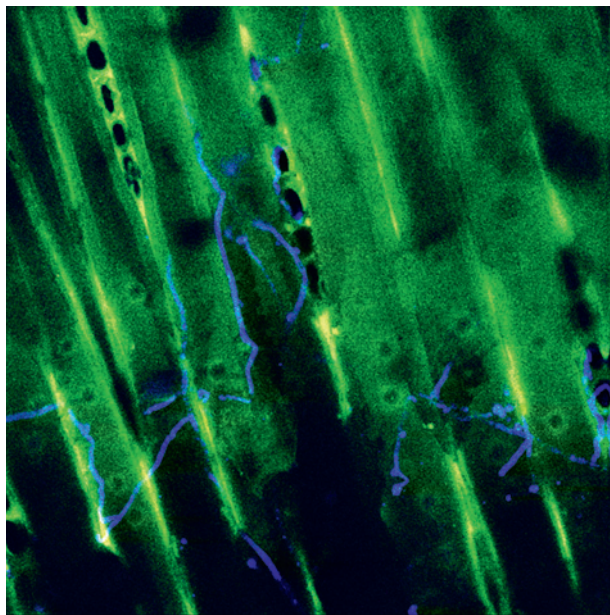
Lahotyyppi	Sienilaji	Systematiikka	Kasvualusta ja elinpuulaji	Erityistä
Valkolaho	rusorypykkä (<i>Phlebia radiata</i>)	Meruliaceae, Polyporales, Agaricomycetes, Basidiomycota	puiden oksat ja kannot, pihlaja, koivu, harmaaleppä, kuusi	erinomainen ligniinin hajottaja, pehmentää puuta, yleinen Etelä-Suomessa
	talikääpä (<i>Obba rivulosa</i>)	Polyporales, Agaricomycetes, Basidiomycota	mänty, haapa; hiiltyneessä puussa	selektiivinen ligniininhajottaja, biopulppaus-sieni, harvinainen, aarniometsissä
	männynjuurikääpä (<i>Heterobasidion annosum sensu lato</i>), kuusenjuurikääpä (<i>H. parviporum</i>)	Bondarzewiaceae, Russulales, Agaricomycotina, Basidiomycota	mänty, kuusi, myös lehtipuissa	männyn tyvitervastaudin aiheuttaja ja tappaja, kuusen tyvitautia ja maannousematautia aiheuttava, yleinen, useita lajeja
Ruskolaho	kantokääpä (<i>Fomitopsis pinicola</i>)	Fomitopsidaceae, Polyporales, Agaricomycetes, Basidiomycota	kuusi, mänty, koivu	aiheuttaa lohkeavaa ruskolahoa, voi myös tappaa heikentyneitä puita, hyvin yleinen
	lattiasieni (<i>Serpula lacrymans</i>)	Serpulaceae, Boletales, Agaricomycetes, Basidiomycota	kosteusvaurioituneet talojen puurakenteet, puutavara	aiheuttaa kuivaa, jauhomaista ruskolahoa puurakenteisiin, luonnossa harvinainen, ilmeisen harmiton puiden juuristossa
	kellarikesikkä (<i>Coniophora puteana</i>)	Boletaceae, Boletales, Agaricomycetes, Basidiomycota	havu- ja lehtipuiden kannot, tukit, puutavara ja -rakenteet	kylmänkestävä, kasvaa kosteissa kellarissa ja voi tuhota puurakennuksia
Katkolaho	jotkut kotelosienet (<i>Phialophora</i> sp., <i>Scytalidium</i> sp., <i>Paecilomyces</i> sp.)	Dothideomycetes; Leotiomycetes; Eurotiomycetes; Ascomycota	käsittelemätön puutavara ja lautaverhoilu, kosteus-vaurioituneet puurakenteet	pehmentävät puutavaran pintaosia, osa sienistä voi heikentää puusolukkoa mikrorihmoillaan
	haarasarvisieni (<i>Xylaria hypoxylon</i>), nuijasarvisieni (<i>Xylaria polymorpha</i>)	Xylariaceae, Xylariales, Sordariomycetes, Ascomycota	kannoissa, maassa olevalla puuhakkeella ja karikkeella	aiheuttaa valkolahon tyyppistä kuolleen puuaineksen pehmentymistä, osittaista ligniinin muokkausta
Sinistyminen	sinistymistä aiheuttavat lajit (<i>Ophiostoma</i> sp., <i>Grosmannia clavicera</i>)	Ophiostomataceae, Ophiostomatales, Sordariomycetes, Ascomycota	puutavara, kaadetut rungot ja oksat; elävien puiden nilaosa, ydinsäteet ja pihkatiehyet	puuaineksen osittainen sinistyminen ja mustuminen, ei varsinaista lahoa, jotkut lajit tappavat eläviä puita, kaarnakuoriaiset toimivat siirtäjinä

8.1.3 PUUNLAHOTYYPIT JA LAHOTTAJASIENET

Metsäpuuiden ja puuaineksen lahotyyppejä on useita, ja lahotuksen etenemistä on kuvattu näkyvillä lahoasteilla (1–5). Lahoasteiden ongelmana on kuitenkin se, että lahotyyppi, puuaines ja siinä kasvavat lahottajasienilajit tekevät lahon etenemisestä erilaista (TAULUKKO 1). Silmämääräinen tarkastelu on yleensä riittämätöntä puuaineksessa tapahtuneiden biokemiallisten ilmiöiden kuvaamiseen.

Molekyylibiologian ja biokemian menetelmillä voidaan tarkemmin seurata sienilajiston muutoksia. Esimerkiksi kemiallisesti ja mikroskooppisesti on mahdollista tarkastella puuaineksen eri komponenttien hajoamista ja muuntumista. Lahoavissa puunrungoissa ja kasviaineksessa on sienten lisäksi aina läsnä myös muita eliöitä, kuten hyönteisiä, ja mikrobeista etenkin bakteereja ja arkeoneja (Dix & Webster 1995).

Lahottajasienillä on merkittävä tehtävä puunrunkojen hiilipitoisten polymeerien pilkkojina, HUMUSAINEIDEN muokkaajina ja orgaanisen hiilen kierrättäjinä muiden mikrobien käyttöön (LUKU 8.2.2). Suurin osa puussa kasvavista lahottajasienistä etenee rihmoillaan puusolujen onttojen sisäosien kautta rungoissa ylöspäin (Eriksson ym. 1990). Vaakatasossa rihmat haarautuvat ja hakeutuvat PUUKUITUJA yhdistävien huokosten kautta sydänpuuhun (KUVA 3). Edetessään sienirihmat erittävät aktiivisesti lahotusentsyymejä,



KUVA 3. Valkolahottajasienen kasvu puusolukossa. Konfokaalimikroskooppikuva. Talikäävän (*Obba rivulosa*) rihmaa (sininen) kuusen puusolujen sisällä. Sienirihman leveys on noin 5 mikrometriä. Vihreä väri on autofluoresoivaa ligniiniä. (VANAMO SALO.)

fenolisia ja aromaattisia aineenvaihduntatuotteita sekä orgaanisia happoja, ja tämä hapan ja entsyymipitoinen ”ruoansulatusneste” pilkkoo, liuottaa ja pehmentää kuivaa sydänpuuta.

Kaikki sienten tekemä puun ja kasvimateriaalin lahotus on solunulkoista toimintaa, sillä puun ja kasviaineksen makromolekyylit (selluloosa, hemiselluloosa, ligniini, proteiinit ja rasvat) ovat liian suuria sienirihmojen solujen sisään kuljetettaviksi (TIETOLAATIKKO 3).

TIETOLAATIKKO 3. MITÄ ON PUU?

Puuaines on tiivistä, putkilokasvien varsien ja runkojen sekä juurien solukkoa, joka koostuu pääosin putkimaisista, paksuseinäisistä puusoluista. Tiivisseinäiset puukuidut takaavat puiden runkojen lujuuden ja kestävyys. Puusolukon rakenne vaihtelee kasvilajeittain, mutta puusolujen seinämät rakentuvat pääosin kolmesta polymeerisestä yhdisteestä: selluloosasta, hemiselluloosasta ja ligniinistä. Selluloosa ja hemiselluloosa ovat polysakkarideja ja koostuvat pääosin sokeriyksiköistä, kun taas aromaattinen ligniini koostuu haaroittuneista bentseenirenkaista. Puun kuivapainosta on puulajin mukaan 40–50 prosenttia selluloosaa, noin 30 prosenttia hemiselluloosaa ja 20–30 prosenttia ligniiniä. Lisäksi puuaineksessa on rasvoja ja uuteaineita sisältävää pihkaa, fenoleja, aromiaineita ja sokereita sekä puukuitujen väleissä ja rungon pintaosan nilassa olevaa tahmeaa pektiiniä.

8.1.3.1 Valkolaho

Valkolahonnut puu on pehmeää, vaaleaa, säikeistä ja kuiduttua helposti käsiteltäessä (KUVA 4A). Valkolahon edetessä puukuitujen seinämien kaikki ainesosat pilkkoutuvat tai muokkautuvat. Valkolaho voi olla ryynimäistä tai alueittaista taskulahoa sekä mustien mangaanisaostumien kirjomaa. Sienirihmaston pehmentämää valkolahopuuta onkin hyödynnetty myös eläinten rehuna Etelä-Amerikassa.

Valkolahoaminen on puuaineksen ja sydänpuun entsyymaattista hapestusta ja pilkkomista, mitä tekevät pääosin KÄÄPÄSIENTEN ja orvakoiden (TAULUKKO 1) erittämät voimakkaat hapetus-pelkistysentsyymit (TAULUKKO 2) sekä puun polymeerejä katkovat hydrolyyttiset entsyymit (TAULUKKO 3). Lahottajasienistä ja kaikista puuaineksessa elävistä mikrobeista vain valkolahottajat kykenevät tehokkaasti hajottamaan ja muokkaamaan puuaineksen ligniiniä.



KUVA 4. A. Valkolahonnutta puuta. B. Ruskolahonnutta puuta. (MIIA MÄKELÄ.)

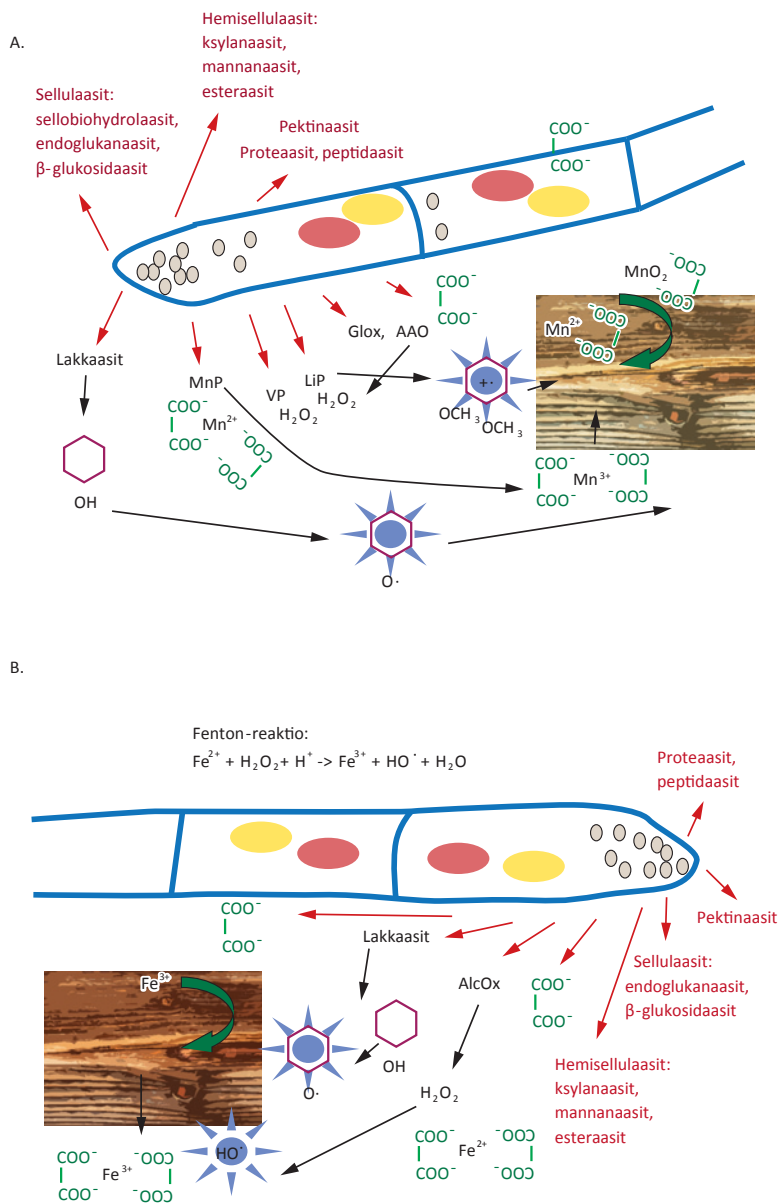
Valkolahottajilla on tehokkaita peroksidaasientsyymejä sekä LAKKAASEJA ligniinin hajottamiseen. Toistaiseksi ligniini- (LiP), mangaani- (MnP) ja VERSATIILIPEROKSIDAASIENTSYMEJÄ (VP) sekä niitä koodaavia geenejä on löydetty vain puuta valkolahottavilta kantasienilajeilta (Lundell ym. 2010) (TAULUKKO 2). Viime aikoina onkin uusimman genomitutkimuksen avulla vahvistunut teoria siitä, että juuri näiden ligniiniin vaikuttavien peroksidaasien kehittyminen on antanut valkolahottajille ainutlaatuisen kyvyn puun kaikkien ainesosien – myös ligniinin – pilkkomiseen ja hajottamiseen (Floudas ym. 2012). Peroksidaasientsyymit muodostavat valkolahottajissa geeniperheitä. Useiden peroksidaasientsyymigeenien ilmentäminen antaa kääpä sienelle kilpailuetua lajikumppaneihin verrattuna ja mahdollistaa puukuitujen lujien seinämien ligniiniyksiköihin vaikuttamisen sekä ennen kaikkea välilamellin ligniinin hajottamisen (TAULUKKO 2). Toimiakseen tehokkaasti peroksidaasit tarvitsevat avukseen muita erityisaineita. Sienirihmastot erittävät OKSIDAASientsyymejä, jotka tuottavat peroksidaasien reaktioihinsa tarvitseman VETYPEROKSIDIN. Sienet erittävät OKSAALIHAPPOA pehmentämään puukuitujen pintoja ja happamoittamaan lahoppua peroksidaasi- ja lakkaasientsyymien toiminnalle edullisemmaksi (KUVA 5A). Lisäksi sienirihmojen erittämät lakkaasientsyymit ja lahotusreaktioissa muodostuneita kinoneja pelkistävät kinonIREDUKTAASIT avustavat puun ja kasvimateriaalin lahotusta.

TAULUKKO 2. Puunlahotuksessa toimivat sienten hapetus-pelkistysentsyymit.

Entsyymi	Kohde	Vaikutustapa	Tuottaa	Tarvitsee	Esiintymisen sienissä
Ligniini-peroksidaasi (LiP)	Puun ligniinit, veratryyli-alkoholi, väriaineet	Hapettaa aromaattisia renkaita (poistaa elektroneja)	Kationi-radikaaleja, ligniini pilkkoutuu ja aukeaa	Vetyperoksidia tai peroksiedeja, happamat olosuhteet	Vain joissakin valkolahottajissa
Mangaani-peroksidaasi (MnP)	Puun fenolit ja ligniinit, väriaineet	Hapettaa mangaani-ioneja	Mn ³⁺ -kelaatteja, fenoksi-radikaaleja	Vetyperoksidia, Mn ²⁺ -ioneja, orgaanisia happoja	Yleisiä valkolahottajissa, myös joissain karikkeenhajottajissa
Versatiili-peroksidaasi (VP)	Puun fenolit ja ligniinit, aromaattiset alkoholit, väriaineet	Hapettaa mangaani-ioneja ja fenoleja	Mn ³⁺ -kelaatteja, fenoksi-radikaaleja, kationi-radikaaleja	Vetyperoksidia, (Mn ²⁺ -ioneja), orgaanisia happoja	Vain joissakin valkolahottajissa
Lakkaasi (Lacc, Lcc)	Puun fenolit ja ligniinit, polyfenolit, väriaineet	Hapettaa fenoleja	Fenoksiradikaaleja, kationiradikaaleja	Happea (O ₂), happamat olosuhteet	Puunlahottajissa
Glyoksaali-oksidaasi (GlyOx, Glox)	Ligniinin sivuketjujen pilkkoutumistuotteet	Pelkistää happea	Vetyperoksidia ja orgaanisia happoja	Happea	Valko- ja rusko-lahottajissa
Aryylialkoholioksidaasi (AAO)	Ligniinin alayksiköt, vanilliiniyhdisteet	Pelkistää happea	Vetyperoksidia, aromaattisia aldehydejä ja happoja	Happea, flaviiniadeniini-dinukleotideja (FAD)	Valkolahottajissa ja karikkeenhajottajissa
Sellobioosidehydrogenaasi (CDH)	Fenolien hapetustuotteet, Fe ³⁺ -ionit	Pelkistää semikinoneja ja Fe ³⁺ -ioneja	Fenoleja, sellobionolaktonia, Fe ²⁺ -ioneja	Sellobioosia tai sello-oligosakkarideja, FAD	Valko- ja rusko-lahottajissa
Kinonireduktaasit (QR)	Fenolien hapetustuotteet	Pelkistää kinoneja	Hydrokinoneja, fenoleja	Flaviinimononukleotideja (FMN)	Puunlahottajissa

TAULUKKO 3. Lahottajasienten erittämiä, puun ja kasvimateriaalin polysakkaridien hajotukseen osallistuvia entsyymejä.

Entsyymi	Kohde	Vaikutustapa	Tuottaa	Esiintyminen sienissä
Endoglukanaasit (EG)	Puun ja kasvimateriaalin selluloosa	Katkaisevat selluloosaketjuja amorfisilla alueilla	Avautuneita selluloosaketjuja	Puunlahottajissa
Sellobiohydrolaasit (CBH)	Puun ja kasvimateriaalin selluloosa	Pilkkovat selluloosaketjujen päitä	Sellobioosia (disakkaridi)	Valko- ja katkolahottajissa
Beta-glukanaasi	Sellobioosi (glukoosi- β -1,4-disakkaridi)	Pilkkovat sellobioosin kahtia	Glukoosia	Hyvin yleinen, myös kasveissa
Endoksylanaasit	Puun ja kasvimateriaalin hemiselluloosa	Pilkkovat ksylaaniketjuja	Pyranoosi-alayksiköitä	Hyvin yleisiä hajottajasienissä
Endomannanaasit	Puun hemiselluloosa	Pilkkovat glukomannoosiketjuja	Pyranoosi-alayksiköitä	Yleisiä puunlahottajissa
Beta-ksylosidaasi	Hemiselluloosa	Pilkkoo hemiselluloosan haarojen päitä	Ksyloosia	Hyvin yleisiä hajottajasienissä
Alfa-glukuroni-daasi	Hemiselluloosa	Pilkkoo hemiselluloosan haarojen päitä	Glukuronihappoa	Yleisiä hajottajasienissä
Asetyyliksylaani-esteraasi	Hemiselluloosaketjun pinta, esterisidos	Irrottaa asetyyli-ryhmiä	Vapaita hydrok-syyli-ryhmiä	Puunlahottajissa ja karikkeenhajottajissa
Ferulihappo-esteraasi	Hemiselluloosa-ligniini-ristisidokset	Irrottaa ferulihapon ksylaanihaaran päästä	Vapaita ferulihappoja	Yleisiä ruohokasveja hajottavissa sienissä
Polygalakturo-naasi	Pektiiniketjut	Pilkkovat pektiiniketjuja keskeltä ja päistä	Galakturoni-happoja	Puunlahottajissa, karikkeenhajottajissa ja joissakin kotelosienissä
Pektiinilyaasi	Galakturonaani-pektiiniketjut	Pilkkovat pektiiniketjuja keskeltä	Avautuneita pektiiniketjuja	Puunlahottajissa, karikkeenhajottajissa ja joissakin kotelosienissä
Pektaattilyaasi	Pektiiniketjujen päät	Irrottavat digalakturoni-happoja	Lyhentyneitä pektiiniketjuja	Puunlahottajissa, karikkeenhajottajissa ja joissakin kotelosienissä
Ramnogalakturo-naani-hydrolaasi	Ramnoosi-galakturonaani-pektiiniketjut	Katkaisee galakturoni-ramnoosisidoksia	Avautuneita pektiiniketjuja	Etenkin joissakin kotelosienissä
Ramnogalakturo-naanilyaasi	Ramnoosi-galakturonaani-pektiini-ketjut	Irrottaa galakturoni-happopäitä	Lyhentyneitä ja avautuneita pektiiniketjuja	Etenkin joissakin kotelosienissä
Pektiinimetyyli-esteraasi	Pektiiniketjujen pinta	Irrottaa metyyli-ryhmän galakturonihaposta	Vapaita hydrok-syyli-ä	Etenkin joissakin kotelosienissä
Pektiiniasetyyli-esteraasi	Pektiiniketjujen pinta	Irrottaa asetyyli-ryhmän galakturonihaposta	Vapaita hydrok-syyli-ä	Etenkin joissakin kotelosienissä



KUVA 5. A. Valkolahotus. B. Ruskolahotus. (TAINA LUNDELL.)

Vaikka valkolahottajat hajottavat ligniiniä, ne eivät voi käyttää sitä energian- ja hiilenlähteenään. Sienet hajottavat ligniiniä, jotta ne pääsisivät hyödyntämään puun polysakkarideja, selluloosaa ja hemiselluloosaa. Näistä syistä valkolahottajat erittävät aktiivisesti sekä ligniiniin vaikuttavia hapetuspelkistysentsyymejä että puun muita polysakkarideja avaavia ja niitä sokeiksi pilkkovia entsyymejä.

Tehokkaimmat valkolahottajat kasvavat etenkin kuolleessa lehtipuuaineksessa (TAULUKKO 1). Lehtipuiden kantojen, oksien ja kaatuneiden runkojen valkolahottajia ovat Etelä-Suomen metsissä yleinen kantasieni rusorypykkä (*Phlebia radiata*) sekä käävistä karvavyökääpä (*Trametes hirsuta*), pörrökääpä (*Cerrena unicolor*) ja koivunrunkoja lahottava tauhakääpä (*Fomes fomentarius*). Valkolahottajissa on myös lakkeja muodostavia syötäviä sieniiä, kuten osterivinokas (*Pleurotus ostreatus*) ja siitake (*Lentinula edodes*), sekä karikkeenhajottajiin kuuluvia herkkusieniä (*Agaricus*-suku). Myös juurikäävät ovat tehokkaita havupuuaineksen valkolahottajia (Olson ym. 2012).

8.1.3.2 Ruskolaho

Ruskolahossa puusolut ja puun rakenne lohkeilevat, ja jäljelle jää värjäantynyt ja osittain muokkautunutta puun ligniiniä (KUVA 4B). Ruskea väri juontuu muuntuneesta ligniinistä ja lahopuuaineeseen kertyneestä raudasta. Havumetsissämme ruskolahottajilla on suuri ekologinen merkitys paitsi puun selluloosan pilkkomisessa myös ligniiniperäisen ja fenoleita sisältävän HUMUKSEN muodostamisessa metsämaan pintakerroksiin. Humuskerros takaa metsämaihimme sienirihmoille ja hajottajaeliöille suotuisan, hapan, vettä pidättävän ja ilmavan ympäristön, johon monet ravintoaineet pidättyvät. Ligniininperäinen humusaines toimii myös tehokkaana orgaanisia ja epäorgaanisia ympäristömyrkyjä sitovana kerroksena.

Ruskolahottajat (TAULUKKO 1) pilkkovat puusoluseinien selluloosaa ja hemiselluloosaa hydrolyyttisten entsyymien avulla (TAULUKKO 3). Sienet myös muokkaavat voimakkaasti selluloosaa ja ligniiniä FENTON-KEMIAN (LUKU 8.1.4.4) sekä lakkaasi- ja kinonireduktaasientsyymien avulla (KUVA 5B, TAULUKKO 2). Ruskolahottajia on useita eri ryhmiä, sillä sama elämäntapa on syntynyt evoluution kuluessa moneen kertaan. Kaikki ruskolahottajat kuuluvat kuitenkin kantasieniin, ja monet näistä sienistä muodostavat näyttäviä itiöemiä. Suomessa yleisiä ja näkyviä ruskolahottajia ovat esimerkiksi kantokääpä (*Fomitopsis pinicola*), pöckelökääpä (*Piptoporus betulinus*), rikkikääpä (*Laetiporus sulphureus*) ja rivikääpä (*Antrodia serialis*).

8.1.3.3 Katkolahoho

Katkolahonnutta puuta kutsutaan myös pehmytlahoksi. Katkolahonnut puu näyttää harmaalta, pehmeältä ja sienimäiseltä. Kotelosieniin kuuluvat katkolahottajat kykenevät hajottamaan puumateriaalin ja kasvisoluseinän polysakkarideja, etenkin selluloosaa ja hemiselluloosaa (TAULUKKO 1). Nämä lahottajat kasvavat enimmäkseen maalittomilla tai käsittelemättömillä puupinnoilla, kuten rakennusten lautapinnoilla, aidantolpissa ja puisissa ikkunanpielissä. Yleisesti puutavarassa kasvavia katkolahottajia ovat muun muassa *Scytalidium*-, *Paecilomyces*- ja *Phialophora*-sukuihin luokitellut lajit (Kirk ym. 2008). Tyypillisesti katkolahottajat ovat puurakennusten ja puutavaran ensimmäisiä lahottajia. Tällainen lahotus on kuitenkin huomattavasti valko- ja ruskolahotusta hitaampaa, ja se rajoittuu alussa puuaineksen pintaosiin. Katkolahottajat voivat kuitenkin edetä kuolleeseen puuainekseen kaivautuen paksujen kasvisoluseinien sisään erityisillä ohutrihmoilla. Katkolahottajat kasvavat kosteissa olosuhteissa, ja ne pystyvät lahottamaan puuainesta jopa veden alla (Dix & Webster 1995).

Osa katkolahottajista, kuten *Chaetomium*-suvun lajit, kasvavat värikkäänä tai tummina kasvustoina kosteissa asuintiloissa ja voivat aiheuttaa allergiaa sekä vakavia terveyshaittoja. Sarvisieniin (*Xylaria*) ja syyliin (*Hypoxylon*) kuuluvat lajit sen sijaan kasvavat maassa olevaan kuolleeseen puuainekseen ja muodostavat näkyviä itiöemiä. Nämä lahottajat tarvitsevat kasvaakseen ilmeisesti melko korkean typpipitoisuuden, samoin kuin maassa kasvavat kantasieniin luettavat karikkeenhajottajat (LUKU 8.2).

Katkolahoa puun oksiin ja puuainekseen, sahatavaraan ja puurakenteisiin voivat aiheuttaa myös pistepielukset (suku *Hypocrea*, suvuton muoto *Trichoderma*). Vaikka nämä sienet ovat tehokkaita kasvimateriaalin ja selluloosan pilkkojia, ne eivät lahota runkopuuta. Viherhomeiden kasvu rajoittuu usein esimerkiksi kuorittujen puunrunkojen ja sahatavaran pintaosiin.

8.1.3.4 Sinistäjä sienet

Puutavaran ja runkopuiden osittaista sinistymistä ja mustumista aiheuttavat kotelosieniin kuuluvat sinistäjä sienet, joista tunnetuimpia ovat *Ophiostoma*-suvun lajit (TAULUKKO 1). Sinistäjä sienet kasvavat rihmastona säteittäisesti puun pinnalta sydänpuuta kohti, pääosin puun elävissä soluissa, ja voivat edetä myös pihkatiehyissä. Sinistäjä sienet eivät varsinaisesti lahota puuta, mutta puuainesta tummentautessaan ne aiheuttavat tappioita metsänomistajille, sahoille ja puunjalostusteollisuudelle. Sinistäjä sienet ovat erinomaisia puun rasva-aineiden pilkkojia. Useat sinistäjä lajit ovat kuitenkin vaarallisia puun nilaa ja eläviä soluja tuhoavia puiden patogeenejä. Tumma väri on sienirihmojen omaksi suojakseen muodostamaa melaniinipigmenttiä (KUVA 6).

KUVA 6. *Grosmannia clavigera* -sienen sinistämä puunrunko. (WIKIMEDIA COMMONS / US FORESTRY SERVICE OF THE UNITED STATES DEPARTMENT OF AGRICULTURE.)



8.1.4 LAHOTUKSEN BIOKEMIA JA SIENTEN LAHOTUSENTSYYMIT

Lahottajasienet tarvitsevat puusoluseinien ligniinin ja selluloosan biokemialliseen pilkkomiseen hapekkaat ja happamat olosuhteet puussa kasvavien rihmojensa ulkopuolelle. Puun eri ainesosiin tehoavat hapetus-pelkistysentsyymit muodostavat radikaaliyhdisteitä. Entsyymien muodostamat liukoiset happiradikaalit (hydroksyyli-ionit, PEROKSYYLIT, superoksidit), hiilikeskeiset radikaalit sekä hapettuneet ja KELATOIDUT metalli-ionit reagoivat kasvien biopolymeerien ja muiden orgaanisten yhdisteiden kanssa horjuttaen puusolukon ja kasviaineksen rakennetta. Valko- ja ruskolahotuksen perusedellytyksiä onkin puunlahottajien poikkeuksellinen kyky näiden reaktiivisten aineiden hallittuun tuottoon ja vapauttamiseen. Rihmojen elävien solujen sisällä tai solukalvoissa samat radikaalit olisivat tappavia tai sienen elinkykyä heikentäviä. Hapetus-pelkistysentsyymien lisäksi lahottajasienet tuottavat monenlaisia hydrolyyttisiä entsyymejä, joiden avulla ne voivat hajottaa kasvien sokereista muodostuvia polymeerejä. Hydrolyyttisiä sellulaaseja erittävät sekä valko-, rusko- että katkolahottajat, mutta entsyymien määrä ja laatu vaihtelevat eri sienissä.

8.1.4.1 Peroksidaasit

Peroksidaasit ovat hapetus-pelkistysentsyymejä, jotka pelkistävät vetyperoksidia vedeksi ja ottavat elektroneja enimmäkseen orgaanisilta yhdisteiltä (TAULUKKO 2). Kaikissa peroksidaaseissa on tiiviin, glykosyloituneen ja noin 4 nm:n kokoisen proteiinipaketin keskellä hemiryhmä (protoporfyyriini-IX), joka toimii elektroninsiirtokeskuksena. Lisäksi rakennetta lujittaa kaksi kalsiumatomia. Peroksidaasientsyymit tarvitsevat aktivoituakseen

vetyperoksidia tai PEROKSYYLEJÄ. Puuta lahottavista peroksidaaseista ensimmäisenä kuvattiin 1980-luvulla LIGNIINIPEROKSIDAASI ja seuraavana MANGAANIPEROKSIDAASI, molemmat peräisin valkolahoa aiheuttavasta *Phanerochaete chrysosporium* -sienestä. Osterivinokkailta (*Pleurotus*) ja tuhkakääviltä (*Bjerkandera*) kuvattiin myöhemmin aktiivisuudeltaan monipuolinen versatiiliperoksidaasi.

Ligniini-peroksidaasin pinnalla on erityinen radikaalikeskus, tryptofaani-aminohappo, joka riistää elektroneja ligniini-renkailta ja liukoisilta aromaattisilta yhdisteilta (Lundell ym. 2010). Ligniini-peroksidaasi hapettaa ja muuntaa ligniiniyhdisteiden lisäksi monia haitallisia ympäristömyrkyjä, kuten DIOKSIINIA, FURAANEJA, KLOORIFENOLEITA ja POLYAROMAATTISIA HIILIVETYJÄ sekä kasvisuojeluaineita (LUKU 11.4). Valkolahottajissa ligniini-peroksidaaseja on löydetty toistaiseksi vain muutamilta tehokkaasti ligniiniä hajottavilta lajeilta (TAULUKKO 2). Jos entsyymiä pystyttäisiin tuottamaan laboratorioissa nykyistä enemmän, olisi sille valoisat sovellusnäkömät myrkyaineiden muuntajana.

Mangaaniperoksidaasilla ei ole radikaalikeskusta, mutta entsyymi sisältää ylimääräisen metallikeskuksen, jossa on yksi mangaaniatomi. Mangaani toimii nopeana elektronien siirtäjänä entsyymin aktiiviseen hemikeskukseen. Sienten erittämät orgaaniset hapot, joista tärkein on OKSAALIHAPPO, kelatoivat nopeasti entsyymin tuottamat hapettuneet Mn^{3+} -ionit. Näin syntyvät Mn^{3+} -kelaatit ovat helposti kulkeutuvia molekyylejä. Mangaaniperoksidaasi toimiikin etähapetustekniikalla: liikkuvat ja pienikokoiset Mn^{3+} -kelaatit hapettavat eli riistävät elektroneja fenoleilta, väriaineilta ja puuaineksen ligniinin alayksiköitä. Hyvin todennäköisesti mangaaniperoksidaasi aloittaa valkolahon muodostumisen, sillä pienikokoiset Mn^{3+} -kelaatit mahtuvat tunkeutumaan puukuitujen seinämiin ja välilamelliin.

Versatiiliperoksidaasi on rakenteeltaan ja toiminnaltaan ligniini- ja mangaaniperoksidaasien välimuoto. Versatiiliperoksidaasissa on Mn-atomin lisäksi proteiinin pinnalla oleva radikaalikeskus samaan tapaan kuin ligniini-peroksidaasilla. Versatiiliperoksidaasi voi hapettaa hankalia ja suurimolekyyllisiä väriaineita, joten tällekin entsyymille on mahdollista kehittää lukuisia käyttötapoja ympäristölle haitallisten aineiden muuntamiseksi.

Kantasienistä on kuvattu hiljattain uudenlaisia erittyviä peroksidaaseja, joissa myös on rautaa sisältävä hemiryhmä aktiivisena keskuksena. Värejä vaalentavat peroksidaasit (*dye-decolorizing peroxidases*, DyP) ovat yllättäen yleisiä myös kotelosienissä, bakteereissa ja planktonleivissä. Tosin proteiineina värinvaalennusentsyymit voivat olla hyvinkin erilaisia eri eliöryhmissä. Yhteistä vaalennusperoksidaaseille ja ligniiniin vaikuttaville peroksidaaseille on luja kolmiulotteinen proteiinirakenne, jonka sisällä hemiryhmä on hyvin suojattuna. Toinen uusi sieniperoksidaasiryhmä on erityisesti

Agaricomycetes-luokan sienillä esiintyvä hemi-tiolaattiperoksidaasi (HTP). Hemi-tiolaattiperoksidaaseista klooriperoksidaasin (CPO) ja piennarsienten (*Agrocybe*-suku) peroksygenaasin (APO) toiminnat on hyvin kuvattu. Hemi-tiolaattiperoksidaasit ovat entsyymeinä monimuotoisia, aromaattisia yhdisteitä hapettavia ja niihin vetyä lisääviä, ja ne ovatkin lupaavia biokATALYYTTEJÄ kemian ja farmasian teollisuuteen (LUKU 11.4) (Hofrichter ym. 2010).

8.1.4.2 Oksidaasit

Oksidaasit ovat entsyymejä, jotka pelkistävät happea vetyperoksidiksi. Sienissä on monentyyppisiä oksidaaseja, jotka toimivat muun muassa itiöiden, itiöemien ja pigmenttien muodostuksessa, hiilihydraattien ja aminohappojen hapettavassa muokkauksessa, fenolien aktivoinnissa sekä LIGNOSELLULOOSAN hajotuksessa.

Monikuparioksidaaseihin kuuluvia lakkaaseja esiintyy kaikissa eliöryhmissä bakteereista ja arkeoneista kasveihin ja eläimiin saakka. Lakkaasi-nimi tulee japanilaisesta lakkapuusta (*Gluta laccifera*), josta entsyymi kuvattiin jo 1800-luvun lopulla. Lakkaasit ovat fenolioksidaaseja, jotka toimivat hapellisissa ympäristöissä (TAULUKKO 2). Kääpäsiementen erittämät lakkaasit ovat yleensä väritään sinisiä glykoproteiineja, joiden kahdessa aktiivisessa hapeutus-pelkistyskeskuksessa on yhteensä neljä kupariatomia.

Lakkaasientsyymit hapettavat erityisesti puusolukon ja kasviaineksen fenoleita ja ligniiniyksiköitä, jolloin muodostuu FENOKSIRADIKAALEJA. Sienten lakkaasit horjuttavat suurimolekyylisten fenolien ja ligniinin rakennetta – mitä ilmeisimmin epäsuorasti välittäjäyhdisteiden hapettamisen ja liukoisten radikaalien avulla. Osa kääpälakkaaseista toimii vain hyvin happamissa olosuhteissa, toiset puolestaan kestävät korkeita lämpötiloja (Hildén ym. 2009). Sienet tuottavat joitakin lakkaaseja vain lignoselluloosaa sisältävällä kasvualustalla. Genomitutkimus on osoittanut, että puuta ja kasvimateriaalia lahottavalla kantasienellä voi olla yli 10 erilaista lakkaasigeeniä.

Puunlahotuksen lisäksi lakkaasientsyymit toimivat sienissä monenlaisissa fysiologisissa ja biokemiallisissa tehtävissä. Lakkaasit vaikuttavat esimerkiksi kantasienten itiöemien muodostumisessa, sienirihmojen yhdistymisessä ja itiöiden kypsymisessä. Sienilakkaasit ovat myös pysyviä ja aktiivisia maaperän entsyymejä. Rihmojen ulkopuolelle erittyneet lakkaasientsyymit mitä ilmeisimmin suojaavat sieniyksilöä myrkkyaineilta ja antavat maassa tai lahoppuussa kasvavalle rihmastolle kilpailuetua muihin mikrobeihin nähden.

Aryylialkoholioksidaasit (AAO) ovat sienten erittämiä entsyymejä, jotka vaativat happea ja hapettavat ja muuntavat aromaattisia yhdisteitä (TAULUKKO 2). Tärkeimmät kohdeyhdisteet ovat puun ligniinin kaltaisia, liukoisia aryylialkoholeja, jotka voivat olla joko fenoleja tai metyloituja

aromaattisia yhdisteitä. Aryylialkoholioksidaasit ovat FLAVOENTSYMEJÄ, ja ne pelkistävät happea vetyperoksidiksi, joten entsyymeillä on tärkeä tehtävä happiradikaalien muodostajina. Aryylialkoholioksidaasien, lakkaasien ja HEMIPEROKSIDAASIEN aktiivisuudet ovat osittain päällekkäisiä. Aryylialkoholioksidaaseja on löydetty monista lahottajasieniryhmistä.

Vetyperoksidia tuottavat myös sokereita hapettavat ja hapestä riippuvaiset glukoosi- ja pyranoosioksidaasit, alkoholeja hapettavat oksidaasit, kuten metanolioksidaasi, sekä erityisesti valkolahottajilta löydetty glyksaalioksidaasi. Glyksaalioksidaasin lähtösubstraatteina ovat kaksi- ja kolmihiiliset aldehydit, joita voi muodostua ligniiniperoksidaasin ja mangaaniperoksidaasin vaikutuksesta ligniinien hajoamistuotteina. Glyksaalioksidaasi onkin yksi esimerkki hyvin erilaisten sienientsyymien yhteisvaikutuksesta, kun tavoitteena on lujan puuaineksen pilkkominen ja hajottaminen. Ruskolahottajien metanolioksidaasit tuottavat puolestaan mitä todennäköisimmin vetyperoksidia Fenton-reaktioihin (LUKU 8.1.4.4).

8.1.4.3 Kinonireduktaasit

Kinonireduktaasit ovat pelkistäviä flavoentsyymejä. Ne ovat yleensä solunsisäisiä tai solukalvoihin kiinnittyviä, mutta esimerkiksi SELLOBIOOSIDEHYDROGENAASIT erittyvät solun ulkopuolelle. Kinonireduktaaseilla on erilainen merkitys valko- ja ruskolahottajien aineenvaihdunnassa (TAULUKKO 2). Valkolahottajien kinonireduktaasit pelkistävät kinoneita tai radikaaleja, jotka ovat syntyneet ligniinin hajotuksessa ja puun fenolien hapetuksessa. Ruskolahottajien kinonireduktaasit puolestaan uudistavat ja kierrättävät sienten tuottamia fenolisia yhdisteitä, jotka voivat toimia lakkaasientsyymien välittäjäaineina ja rautaionien pelkistäjinä. Tämä mahdollistaa rihmojen ulkopuolisen hapetuskemian. Lattiasienestä on löydetty myös aivan uudentyyppinen selluloosaan kiinnittyvä rautareduktaasiproteiini, joka voi myös toimia Fenton-reaktioiden ylläpitäjänä (Eastwood ym. 2011).

8.1.4.4 Fenton-reaktiot

Ruskolahottajat käyttävät Fenton-reaktioita selluloosan hajotukseen ja ligniinin muokkaukseen. Fenton-reaktiot haurastuttavat puukuitujen paksut soluseinät hydroksyyli-radikaalien (HO•) avulla. Reaktiotuotteina (KAAVA 1) muodostuvat hydroksyyli-radikaalit ovat reaktiivisimpia luonnossa esiintyviä hapettimia. Sienten erittämät alkoholioksidaasit tuottavat reaktioihin tarvittavan vetyperoksidin. Vetyperoksidia voi muodostua myös oksaalihaposta ja peroksyyleistä.

KAAVA 1. Fenton-reaktio.

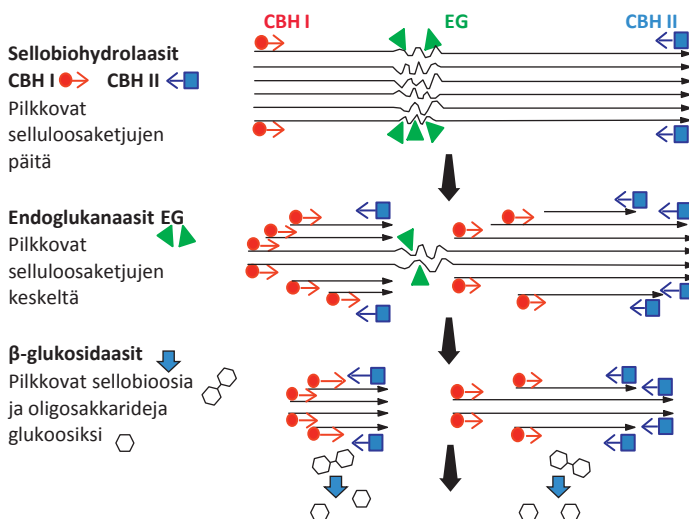


Fenton-kemia vaatii vetyperoksidin ja Fe^{2+} -ionien lisäksi happamat olosuhteet, joita lahottajasienet pitävät yllä erittämällä rihmastoistaan protoneja ja orgaanisia happoja. Hapoista eniten erittyy erittäin hapanta oksaalihappoa $(\text{COOH})_2$ (Mäkelä 2009). Oksaalihappoa muodostuu sienisoluissa MITOKONDRIOSSA sitruunahappokierron jätteineena ja solujen glyoksisomeissa (KUVA 7 LUVUSSA 3). Oksaalihapon oksalaattidianioni $(\text{COO})_2^{2-}$ on merkittävä metallien liuottaja ja kelatoija, joten oksaalihapon erityksen avulla sienirihmasto kykenee tavoittamaan ja kuljettamaan ympäristöstään kationisia hivenaineita, kuten kalsium-, rauta-, mangaani- ja magnesiumioneja. Rautalionien kierrättäminen Fenton-reaktioissa onnistuu juuri oksalaatin sekä sienirihmojen erittämien fenolien, lakkaasien ja kinonireduktaasien avulla.

8.1.4.5 Hydrolyyttiset sellulaasit

Selluloosaketjuihin ja -kimppuihin suoraan tarttuvia ja niitä pilkkovia sellulaaseja on tavanomaisesti jaoteltu kolmeen ryhmään entsyymien aktiivisuuden mukaan (TAULUKKO 3). SELLOBIOHYDROLAASIT (CBH) irrottavat selluloosaketjujen päistä kaksisokerisen SELLOBIOOSIN, jonka β -glukosidaasit pilkkovat edelleen glukooši-alayksiköiksi (KUVA 7). Sellobiohydrolaaseja on kahta päätyyppiä, ja näitä entsyymejä avustavat selluloosaketjuja keskeltä avaavat ja katkaisevat endoglukanaasit, jotka muodostavat lisää vapaita selluloosaketjujen päitä sellobiohydrolaasientsyymeille pilkottaviksi.

Sellulaasit luokitellaan nykyään hiilihydraatteihin vaikuttavien entsyymien CAZY-suurperheeseen, johon kuuluu satoja eri proteiinityyppejä ja



KUVA 7. Sellulaasien toiminta. (NINA ARO.)

laaja kirjo entsyymiaktiivisuuksia (Cantarel ym. 2008). CAZy-entsyymeille, kuten sellulaaseille, on tyypillistä moduulimainen proteiinirakenne. Entsyymi voi koostua pelkästä aktiivisesta, hiilihydraattien sidoksia katkaisevasta tai muodostavasta proteiiniolosuhteesta, tai siinä voi olla lisäksi esimerkiksi entsyymin kiinnittymistä ja toimintaa tehostava osio, niin kutsuttu hiilihydraatteihin sitoutuva moduuli (CBM). Lisäksi sellulaasientsyymien toimintaa voivat edistää aivan erityyppiset sienten erittämät apuproteiinit, kuten selluloosakimppuja avaavat ja niitä ”paisuttavat” SWOI-proteiinit (Aro ym. 2005).

8.1.4.6 Hemiselluloosaan vaikuttavat entsyymit

Koska hemiselluloosa on rakenteeltaan monimuotoisempaa kuin glukosiyksiköistä koostuva selluloosa, niin tämän HETEROPOLYSAKKARIDIN hajotukseen tarvitaan liuta erilaisia sienientsyymejä. Hemiselluloosa on haaroittunut polysakkaridiketju, jonka koostumus vaihtelee eri puu- ja kasvilajeissa. Puiden hemiselluloosat ovat joko lehtipuiden ksylaaneja tai havupuiden glukomannaaneja, joten lahottajasienien tietynlainen entsyymikoostumus voi tuoda kasvuetua ja hajotuksen erikoistumista eri kasvi- ja puulajeihin.

Hemiselluloosan eri sokereiden, happojen ja sivuryhmien irrottamisessa toimivat kullekin sidostyypille erikoistuneet HEMISELLULAASIT (TAULUKKO 3), jotka kuuluvat CAZy-entsyymeihin. Asetyylikssylaaniesteraasit voivat poistaa hemiselluloosien asetyyლისivuryhmiä. Ferulihappesteraasien avulla sienet voivat myös katkaista hemiselluloosan ja ligniinin välisiä ristsidoksia, joita on varsinkin ruohovartisissa kasveissa.

8.1.4.7 Pekiiniin vaikuttavat entsyymit

Pekiiniä on puissa sekä kuoren alla nilassa että sydänpuun puukuitujen välilamellissa ja puusolujen pinnassa, niin sanotussa primääriseinässä. Puukuitujen irrottamiseksi toisistaan on ensin vaikutettava tahmeaan pekiiniin ja välilamellissa olevaan ligniiniin ja hemiselluloosaan. Kuten hemiselluloosan, myös monimuotoisen pekiiniaineoksen hajottamiseenkin tarvitaan useita erilaisia CAZy-entsyymejä (TAULUKKO 3).

On yhä arvoitus, miten puukuitujen sisällä kasvavat sienirihmat kykenevät heikentämään puusolukon välilamellien rakennetta ja irrottamaan puukuidut toisistaan niin, etteivät soluseinämän selluloosaketjut pilkkoudu. Näin kuitenkin tapahtuu selektiivisessä valkolahotuksessa ja ligniinin hajotuksessa. Sienten erittämät PEKTINAASIT, hemisellulaasit ja esteraasit saattavat toimia erityisesti valkolahotuksen alkuvaiheessa yhdessä mangaaniperoksidaasien kanssa. Sekä puuta lahottavat käyvät että muut tehokkaasti kasvimaateriaalia hajottavat sienet erittävät pekiiniä pilkkovia entsyymejä.

8.1.4.8 Lipaasit ja proteaasit

Sienten ja muiden mikrobien ravintoaineina käyttämiä puuaineksen biopoly-meerejä ovat lisäksi rasva-aineet ja elävissä soluissa ja puukuitujen seinämissä olevat proteiinit. CAZy-entsyymeihin kuuluvia LIPAASEJA ja esteraaseja sienirihmat tarvitsevat muun muassa puun rasvapitoisten pihka-aineiden pilkkomiseen. Lahottajasienten lipaasien tuottoa hyödynnetäänkin biologisessa pihkanpoistossa, joka toimii esikäsittelynä puuhakkeille samaan tapaan kuin biopulppaus toimii esikäsittelynä paperinvalmistukselle (LUKU 11.4). Puuta lahottavat ja siinä menestyksekkäästi kasvavat sienilajit tuottavat erilaisia proteaaseja varmistaakseen typpiyhdisteiden saannin mutta myös kiertättääkseen omia, soluseiniä ja kuolleiden solujen proteiinien sisältämiä AMINOHAPPOJAAN.

8.2 KARIKKEENHAJOTTAJAT

Kari Steffen & Marja Tuomela

Karikkeenhajottajat elävät metsissä, ruohikoissa ja laidunmailla käyttäen maan pintakerroksen kariketta energian ja ravinnon lähteenä. Karikkeella tarkoitetaan eloperäistä mutta ”kuollutta” orgaanista ainesta, joka koostuu lähinnä kasvien osista, kuten puiden lehdistä, havuista, siemenistä, pienistä oksista, kaarnasta, kuolleista juurista, sekä kuolleiden eläinten osista ja jätöksistä. Karike on orgaanista materiaalia, joka on hajonnut osittain mutta jonka alkuperä on vielä nähtävissä. Maan humuskerroksessa oleva orgaaninen materiaali on jo muuntunut osaksi humusta. Karike koostuu suhteellisen pienistä kappaleista, eikä kiinteää puuta lasketa siihen kuuluvaksi; kantoja, puunrunkoja ja muuta kiinteää puuta hajottaa toinen puunlahottajiksi kutsuttu sieniryhmä (LUKU 8.1). Puukappaleen koko vaikuttaa ratkaisevasti siihen, mikä sieniryhmä alkaa kasvaa puulla ja käyttää sitä ravinnokseen. Karikkeenhajottajat eivät pysty tunkeutumaan syvälle puuhun, mutta ne kykenevät käyttämään hyväkseen pieniä puunkappaleita, kuten maahan pudonneita oksia tai sahanpurua. Merkittävimmät puuta lahottavat sienet ovat kääpiä, kun taas karikkeenhajottajien itiöemissä on tyypillisesti jalka ja lakki (KUVA 8A,B).

Kun sienien ravintona on elävä kasvi, kyseessä on kasvitauteja aiheuttava sieni. Kasvitauteja aiheuttavia sieniä käsitellään omana ryhmänään, vaikka niiden hajotustoiminta usein aloittaakin karikkeen muodostumisen (LUKU 7.2). Ryhmänä lähellä karikkeenhajottajia ovat myös ENDOPHYTIT, jotka elävät kasvien sisällä niitä juurikaan haittaamatta (LUKU 6.1). Kasvin kuollessa endofyytit jäävät kuolleisiin lehtiin, ja koska ne aloittavat ensimmäisenä